УДК 56.017.551.891

П. В. Пучков

НЕКОМПЕНСИРОВАННЫЕ ВЮРМСКИЕ ВЫМИРАНИЯ

СООБЩЕНИЕ 4. СТАРЫЙ СВЕТ: СМЯГЧЕННЫЙ КРИЗИС

Прародина человечества. Гоминиды уже в эоплейстоцене расселились по низким и средним широтам Старого Света (Poîrier, 1973; Борисковский, Григорьев, 1977; и мн. др.)*. Когда они освоили холодную зону? Оценка возраста галечных орудий со стоянки Диринг на юг от Якутска в 3,2 млн. л. н. (Мочанов, 1988 а, 1988 б) требует подтверждений: геологи говорят об 1 млн. л. н. (там же), а в некоторых местах галечная культура процветала и 200 тыс. л. н. (Misra, 1987; Ламберт, 1991). С тезисом о близости позднеплиоценового и нынешнего климатов центральной Якутии (Мочанов, 1988 а, с. 37) не вполне согласуются данные о тогдашней здешней флоре (там же, с. 36), более богатой и менее хладолюбивой, чем нынешняя. Поэтому подтверждение даже древнейшей даты стоянки Диринг докажет лишь ранний выход гоминид в умеренно холодные лесостепи. Оно не опровергнет дарвиновскую версию (Darwin, 1881) африканской прародины человечества в пользу мнения (Мочанов, 1988 б), будто только экстремальные условия севера, и именно в гляциалы, заставили обезьян очеловечиться. Тропики были не «фруктовым раем» эволюционного застоя (там же), но зоной жестокой межвидовой борьбы, нередко создававшей повышенно конкурентоспособных млекопитающих, успешно вторгавшихся в северные широты (Дарлингтон, 1966; Kurten, 1968; Moynihan, 1971). Человек — один из таких видов. Качества, превратившие его в «царя природы», сформировались за миллионы лет борьбы с хищниками и сородичами-приматами (см. ниже). В этой борьбе совершенствовались ум, тело, социальная организация, способность к сложным согласованным действиям, под её влиянием развивалась ранняя трудовая деятельность. Лишь развив до определённого уровня эти качества, важные в любой обстановке, гоминиды вторглись и в «экстремальные» среды. Правда с этого момента многие аспекты культурной эволюции (использование огня, строительство жилищ, изготовление одежды, отчасти — костяная и каменная индустрия), прямо или косвенно влиявшие на вымирания мегафауны, стали протекать (Poirier, 1973; Борисковский, 1979; Семёнов, 1989; и др.) на севере скорей, чем на юге. Однако другие процессы быстрей протекали на юге: по некоторым данным *H. s. sapiens* овладел тропической Африкой раньше, чем Передней Азией, не говоря уж о Европе (Butzer, 1977; Ламберт, 1991) несмотря на замедленную здесь эволюцию каменной индустрии (Кларк, 1977; Борисковский, Григорьев, 1977).

Борьба гоминид с крупными плотоядными. Переход предлюдей к мясоядности сыграл решающую роль в атропо- и социогенезе (Семёнов, 1966, 1989; Борисковский, 1979; и мн. др.). Столь эффективное расширение спектра питания укрепило позиции предлюдей по отношению к другим наземным приматам, но поставило их в нелёгкое положение более слабых конкурентов крупнейших хищников. Последние часто преследуют конкурентов ревностнее, чем обычных жертв. Так тигр — злейший враг волка, волк — рыси, рысь — лесного кота и лисы (Гептнер, Слудский, 1972; Guggisberg, 1975; Кучеренко, 1985; Волк, 1985). Крайние выражения такого поведения — тигры и леопарды, похищающие собак, невзирая на риск погибнуть от пуль, и стаи красных волков, раз-

* Источники, не вошедшие в список литературы данного сообщения, приведены в таковых предыдущих (Пучков, 1991, 1992 а, 1992 б).

рывающие тигров, не считаясь с потерями (Bueler, 1974; Guggisberg, 1975; и др.). Доминантные хищники эоплейстоцена и плейстоцена должны были сходно реагировать и на двуногих «браконьеров». Наивно думать, будто они, при обилии копытных, не очень беспокоили гоминид (Фоули, 1990), потому ли, что у последних было «... на костях и мяса то совсем немного...» (Лундберг, 1987, с. 115), потому ли, что с дубинами и копьями действительно приходилось считаться. Даже теперь, помимо «классических» людоедов-калек, появляются здоровые и обеспеченные иной добычей волки, гиены, леопарды, львы и даже медведи, регулярно таскающие детей или также взрослых (Ryan, 1961; Гептнер, Слудский, 1972; Shaller, 1972; Fiennes, 1976; Brain, 1981; Лундберг, 1987; Павлов, 1990; и др.). Тигры-нелюдоеды иногда убивают или калечат людей, пытающихся унести их добычу, охотящихся или просто находящихся на их территории (Арсеньев, 1949; Talbot, 1960; Владыка..., 1966; Сингх, 1972; Кучеренко, 1985). Такие случаи единичны лишь из-за быстрого уничтожения подобных зверей в современных условиях.

Многие остатки автралопитеков (*Australopithecus robustus*, *A. africanus*), хабилисов (*A. habilis*), гигантопитеков (*Gigantopithecus blacki*) и питекантропов (*Homo erectus*) принадлежат особям, съеденным хищниками (Leakey — цит. по Решетов, 1966; Poirier, 1973; Jacob — цит. по Борисковский, 1979; Brain, 1981). Об опасности последних для гоминид говорят и кольцевидные завалы из необработанных камней на многих африканских стоянках предлюдей и людей (Кларк, 1977; Семёнов, 1989; и др.). Ночуя внутри завала, орда отгоняла врагов бросанием камней (Кларк, 1977). Завалы могли служить и для закрепления частокола (Борисковский, 1979), защищавшего, надо думать, не только от ветра. Удобной пещерой Чжоукоудянь (Китай) люди и хищники овладевали попеременно, и только орда с огнём изгнала зверей окончательно (Уайт, Браун, 1978). Наибольший урон приматам причиняли крупные кошки (Brain, 1981; и др.). Они побеждали благодаря превосходному слухv и ночному видению, способности скрытно подкрасться и напасть столь молниеносно, что клыки павианов, сила гигантопитеков, мегантропов и наземных орангов, оружие предлюдей и людей просто не успевали быть пущены в ход. Охотники были повышенно уязвимы, когда скрадывали и преследовали добычу (как уязвимы для тигров в такие моменты собаки — Юдаков, Николаев, 1987), дети и женщины — когда собирательствовали в отсутствие мужчин. Огромный урон причиняли ночные нападения, и теперь позволяющие леопардам расправляться не только с павианами, но и с самцами горилл (Шаллер, 1971). Даже победившие, но раненные когтями, охотники должны были часто погибать от септицемии. Кроме кошачьих, врагами наземных приматов были стайные гиены и псовые (Poirier, 1973; и др.).

Урон от хищников, дополняя гибель от болезней, родов (долго была повышенной из-за перестроек женского и детского организмов в связи с прямохождением и увеличением мозга), внутри- и межгрупповых конфликтов и других факторов (Семёнов, 1966; 1989; Poirier, 1973; Butzer, 1977; Борисковский, 1979; и др.) часто вёл к сниженному воспроизводству в малочисленных (10—100 особей по разным оценкам) группах предлюдей и археоантропов. Процесс становился необратимым, когда охотников начинало не хватать для охраны женщин и детей и для изгнания стай некоторых гиен и собачьих или выводков львов и тигров с богатых дичью участков. Такие коллективы погибали, либо их остатки вливались в более благоприятные группы (там же). Перечисленные факторы сдерживали рост численности предлюдей и людей, но способствовали групповому отбору на спаянность коллектива, совершенствованию социальной организации, оружия, психических и физических качеств гоминид. Это ослабляло пресс хищников, но медленно, ибо эволюция поведения последних тоже не стояла на месте. Даже использование огня не тотчас изменило баланс. Будь иначе — огненосные орды

не сосуществовали бы сотни тысячелетий с огня не имевшими (Борисковский, 1979). Используя огонь, но не добывая его искусственно, первые, после нередких (там же) случаев его потери, становились на время, необходимое для адаптации, даже уязвимее для атак хищников, чем вторые. Лишь научившись искусственно получать огонь, люди обрели превосходство. Используя огонь, они стали успешнее охотиться, а значит и успешнее подавлять конкурентов. Огонь резко снизил, хоть и не совсем устранил урон от ночных нападений хищников (Poirier, 1973). На потери от внезапных дневных нападений он не мог заметно влиять.

Тем не менее вблизи стоянок образовались обширные зоны, куда доминантные хищники заходили с оглядкой. Успешно и регулярно добывая крупную дичь, люди оставляли много поживы комменсалам. То и другое способствовало появлению антропофильных экотипов у некоторых псовых и образованию между ними и людьми симбиоза (Лоренц, 1981; и др.). Первым шагом к «союзу» было факультативное сотрудничество, подобное существующему у некоторых *Canis* spp. с другими хищниками. Например, койоты (*C. latrans*) хватают кроликов, изгоняемых из нор американским барсуком (*Taxidea taxus*), который, зато, овладевает зверьками, бегущими к норе от койота (Bueler, 1972). Чепрачные шакалы (*C. mesomelas*), отвлекая лаем и притворными атаками газелей и импал, вдвое повышают успешность охоты гепарда (*Acynonyx jubatus*) и свои шансы на долю добычи (там же). Львы выгодны шакалам как поставщики падали и гонители гиен и леопардов (Shaller, 1972). Шакалы, благодаря острому чутью, иногда предупреждают львов и тигров о приближении человека (Bueler, 1974). Подобное сотрудничество не могло не возникать у шакалов и с охотниками палеолита. Но, будучи эффективными нахлебниками львов и тигров, шакалы не могли устойчиво предпочитать «дружбу» людей, пока сохранялось господство крупнейших кошек. Другое дело волки (*C. lupus*), жестоко утесняемые тиграми (Гептнер, Слудский, 1972; Кучеренко, 1985; и др.) и, надо полагать для прошлых времён, — львами. Волки слишком велики и прожорливы, чтобы не конкурировать с этими кошками и легко избегать встреч с ними. И защищаться им трудно, так как их сезонно распадающиеся стаи не столь тесно спаяны, как у красных волков (*Cuon alpinus*) и гиеновых собак (*Lycaon pictus*) (Bueler, 1974; и др.).

Поэтому волку (и, возможно, вымершему койоту Евразии — *C. cf. latrans*) был выгоднее «союз» именно с человеком, с которым у волков тогда не было (Clutton-Brock, 1984; Волк, 1985) острой вражды.

Выгода обретения псовыми антропофильности росла с минделя до вюрма, по мере всё большего распространения (Семёнов, 1989) долговременных человеческих поселений, размещавшихся у мест, удобных для загонных охот. Поселяясь близ людей, собачьи хищники очищали окрестности лагеря от гниющих остатков (Clutton-Brock, 1984). Превосходные слух, чутьё и ночное зрение позволяли им замечать приближение крупных хищников намного раньше, чем людям. Подымая тревогу, пусть даже вначале лишь для сородичей, они помогали людям отразить врага и сохраняли человеческие жизни. Учитывая, что канадские эскимосы по волчьим сигналам узнают о передвижениях оленьих стад и людей (Моуэтт, 1981), представления об охотничьем и «оборонном» симбиозе палеолитических людей с неодомашненными *Canis* spp. не выглядят невероятными.

Надобность в таком «союзе» отпала с появлением домашних собак. Указания о появлении последних в палеолите (Пидопличко, 1968; Kurten, Anderson, 1980; Clutton-Brock, 1984; 1989; Волк, 1985; Давид, 1990; и др.) оспариваются (Epstein, 1971; П. А. Косинцев и А. Ф. Шорин — устные сообщения), но стадия выкармливания отдельных щенков, предшествовавшая настоящему одомашниванию (Лоренц, 1981; и др.), не могла быть моложе вюрма. Щенки служили для забавы, а выросшие — бывали съедены или убегали к сородичам, как делают (Epstein, 1971) вторично дикие динго. Присутствие близ людей таких прирученных экземпляров свело до минимума опасность внезапных атак хищников.

Из-за более позднего (Борисковский, 1979; и др.) овладения огнём людьми Палеотропики, их «союз» с дикими псовыми складывался медленнее, чем в Палеарктике. Он был и менее прочен, ввиду отсутствия в регионе (кроме Индостана) волка — вида, наиболее склонного к сотрудничеству с человеком (см. выше). Поэтому, а также из-за того, что обилие альтернативных мегафауне источников пищи (см. ниже) несколько

замедляло рост охотничьего мастерства людей, последние даже к концу вюрма добились здесь менее решительного перевеса над крупными плотоядными, чем в Палеарктике.

Повышение конкурентоспособности людей выразилось в вымирании саблезубов *Megantereon* и *Homotherium*. Это были специализированные (Kurten, Anderson, 1980; и др.), но менее эффективные, чем люди (Krantz, 1970), охотники на толстокожих. На большей части Старого Света они вымерли к миндель-риссу и лишь в Англии малочисленные *Homotherium latidens* продержались до раннего вюрма (*Kurten*, 1968; Klein, 1984). Гоминиды способствовали также постепенному угасанию огромной гиены *Percrocuta brevirostris*, кошек-динофелисов (*Dinofelis* spp.) и иных плотоядных, и без того теснимых (там же) более прогрессивными гиенами и кошками. Наконец и самые совершенные хищники стали сдавать позиции, особенно в Палеарктике. Здешний, огромный вначале, лев (*Felis leo spelaea*) постепенно мельчал с миндель-рисса до вюрма (Kurten, 1968), несмотря на обилие добычи и вопреки правилу Бергманна. Последнее требовало возрастания его размеров в похолодания рисса и вюрма, аналогичного происшедшему (Clutton-Brock, 1984; Верещагин, 1985) у волков. В такой ситуации угнетать льва могли только люди, гнавшие его, в отличие от прошлых эпох, с лучших участков. Увеличение, начиная с рисса, количества малочисленных прежде волков (там же; Давид и др., 1990) — дополнительная иллюстрация ослабления позиций льва, а также гиены (*Crocuta spelaea*) и леопарда (*F. pardus*). Подавляя этих хищников, люди способствовали конкурентному высвобождению волков. Показательно, что в Неарктике, где людей не было до вюрма, вплоть до этого времени процветали саблезубы (*Smilodon, Homotherium*), львы (*F. leo atrox*) оставались громадными, гиенообразные волки (*C. dirus*) — много-, а обычные (*C. lupus*) — малочисленными (Kurten, Anderson, 1980; и др.). В позднем палеолите уже люди активно преследуют крупнейших кошек (Freeman, 1973; Верещагин 1971 а). Хищники перестали ограничивать численность людей, и она возросла, что ускорило кризис (Пучков, 1989 а; 1992 б).

Факторы, смягчавшие кризис. Первый из них — общий для всего Старого Света, другие — касаются, в основном, Палеотропики.

Эффект коэволюции людей с фитофагами. Формирование людей в Старом Свете обусловило раннее (с эоплейстоцена) начало вызванных ими некомпенсированных вымираний мегафауны, но облегчило последней приспособление к прямым и косвенным воздействиям людей (Martin, 1984; Пучков, 1989 б). Гиганты угасали медленно и неодновременно, что облегчало другим животным приспосабливаться к последствиям выпадения первых из экосистем.

Обеспеченность людей пищевыми ресурсами, альтернативными мегафауне. Выживание в Палеотропике, и местами, на юге Палеарктики некоторых толстокожих — отчасти следствие воздействия климата, но не столько на них, сколько на самого человека и его кормовые ресурсы. Люди преследовали здесь гигантов менее интенсивно, чем на севере, из-за несколько меньшей физиологической потребности в мясе и животном жире и, особенно, благодаря круглогодичному обилию съедобных растений, насекомых и мелких позвоночных (Jelinek, 1967; Будыко, 1971; Алексеева, 1980; Martin, 1984; Пучков, 1989 а).

Роль циклических колебаний климата. Антропогеновые изменения климата сами по себе не могли погубить эврибионтных гигантов, сохранение которых обеспечивало и сохранение условий для прочей богатой мегафауны (Пучков, 1991; 1992 а). Но климатогенные сокращения ареалов были опасны животным, угнетавшимся прямыми и косвенными воздействиями людей. Для Палеарктики они имели большое значение, ибо потепления и похолодания на севере, ариды и плювиалы на юге

резко сокращали зону жизни то одних, то других видов. В Палеотропике, кроме некоторых окраинных регионов, климат менялся не столь значительно. В юго-восточной Азии весь антропоген преобладали тропические леса, (Решетов, 1966; MacKinnan, 1971; Синицын, 1980), хотя саванны и захватывали значительные площади в сухие фазы (Алексеев, 1978). В Африке на юг от Сахары ландшафтные пояса широко смещались по сглаженному рельефу (Guilday, 1967; Owen-Smith, 1989; и др.). При этом саванны и лесосаванны различных типов всегда сохраняли обширные площади (там же; Evolution..., 1978; Beden, 1985; Blumenshine, 1986). Неоднократные исчезновения богатой фауны с севера и юга континента в фазы их опустынивания (Klein, 1984) сами по себе грозили динотериям или сиватериям более влажных районов не больше, чем современная Сахара угрожает бегемотам Танзании.

Торможение кризиса крупными плотоядными. Дестабилизирующий эффект гоминид был ограничен, пока их численность определялась не столько кормовой базой, сколько врагами и конкурентами (Пучков, 1989 а). Да и помимо воздействия на гоминид крупнейшие плотоядные в плейстоцене, как и теперь (Terborgh, 1988), не могли не оказывать на экосистемы стабилизирующего влияния. В Палеотропике люди по ряду причин (см. выше) достигли менее решительного, чем в Палеарктике, перевеса над крупными хищниками. Последние сохранили здесь часть прежнего влияния.

Сочетание всех этих факторов обусловило сохранение в Палеотропике некоторых гигантских фитофагов. Выжили виды, успевавшие вырабатывать модели поведения, снижавшие потери от людей. Их сохранение — основная причина того, что и прочая мегафауна понесла умеренный урон (Пучков, 1989 б). Рассмотрим вопрос несколько подробнее.

Вымирания в Эфиопской области. Несмотря на перечисленные обстоятельства, даже афротропическая мегафауна на 30 % беднее, чем была в эоплейстоцене (Martin, 1984; Klein, 1984). Это обеднение охотно связывают со сменой аридов и плювиалов, якобы погубивших «специализированные» виды в угоду нынешним «генералистам» (Leakey — цит. по Фоули, 1990; Guilday, 1967; Beden, 1985). Такому заключению, помимо сравнительно небольшого размаха природных изменений (см. выше), противоречит отсутствие аналогичного обеднения мегафауны Южной Америки с эоплейстоцена до среднего вюрма (Martin, 1984; и др.). Среда здесь испытывала в ариды и плювиалы изменения, сопоставимые с происходившими в тропиках Старого Света (Biogeography..., 1987).

Пищевая и биотопическая приуроченность крупных фитофагов в эоплейстоцене не могла не быть уже, чем теперь — иначе до десятка видов хоботных, полтора десятка видов свиней, по полдюжины видов жираф и бегемотов (Evolution..., 1978; Klein, 1984; и др.) попросту не ужились бы на континенте. Но это было следствием не узкой специализации, как таковой, а конкурентного сужения потенциальной ниши каждого вида (Kingdon, 1979; 1982). Например, выжившие слон *(Loxodonta africana)* и буйвол *(Bubalus caffer)*, возникшие в эоплейстоцене, только в позднем вюрме реализовали потенциальную эврибионтность (там же). При этом оба вышли из консервативной среды влажного леса, заместив казалось бы менее специализированные формы парковых лесов и саванн. *L. africana*, архаичный по сравнению со многими вымершими слонами, был оттеснён последними во влажные леса ещё в эоплейстоцене (Evolution..., 1978; Kingdon, 1979; Beden, 1985; Гарутт, 1986). В парковых лесах и саваннах отбор тогда благоприятствовал родам *Mammuthus* и *Elephas*, зубы которых быстро совершенствовались. Слоны этих родов не только теснили в Африке архаичных мастодонтов и примитивных слонов из родов *Primelephas* и *Loxodonta*, но и расселялись в Евразию (там же). Как известно, ареал расширяют не угнетённые, а конкурентно преуспевающие формы (Дарлингтон, 1966). Любопытно, однако, что во всё более иссушавшихся восточноафриканских саваннах архаичные динотерии (*Deinotherium bosazi)* продержались дольше слонов *Loxodonta* и *Mammuthus* (Beden, 1985). Затем *Mammuthus* spp. исчезают также с юга и севера Африки (Evolution..., 1978; Klein, 1984). В среднем и начале позднего плейстоцена слоны рода *Elephas (E. recki*, по-

том — *E. iolensis*) монопольно владеют сухими саваннами Восточной Африки; в саваннах севера и юга континента они сосуществовали с *Loxodonta atlantica*, крупным прогрессивным родичем нынешнего *L. africana*, всё ещё остававшегося во влажных лесах в облике мелкого *L. a. cyclotis* (там же; Kingdon, 1979). Поскольку влажный тропический лес — несопоставимо более стабильная среда, чем саванна, *L. atlantica* и *E. iolensis* должны были быть пластичнее, чем *L. a. cyclotis* и, по крайней мере, лучше его приспособленными к условиям саванн. Тем не менее, в вюрме от последнего возникает крупная саванновая раса *L. a. africana* (всё же уступавшая *L. atlantica* величиною), замещающая 2 первых вида и овладевающая их нишами (там же).

Неуклонное обеднение набора хоботных при сохранении разнообразия макробиотопов, вымирание прогрессивных таксонов наряду с архаичными или даже раньше их, внезапное «превращение» весьма примитивного *L. africana* из биотопического «специалиста» в крайнего «генералиста» необъяснимы без учёта антропического фактора. Даже орды, не добывавшие хоботных, но регулярно отнимавшие их трупы у саблезубов, усиливали давление на гигантов: голодные хищники убивали повторно. Люди от хабилиса до неоантропа добывали гигантов всё чаще, обеспечивая преимущество видам, скорее вырабатывавшим адаптивные защитные реакции (Пучков, 1989 б). При этом резистентность к человеку не обязательно совпадала с другими эволюционными преимуществами. Вымиранию *L. atlantica* и *E. iolensis* и замещению их *L. africana* возможно способствовала запоздалая, в сравнении с Европой (Кларк, 1977; Борисковский, 1979), смена позднеашельских традиций на африканские послеашельские (Martin, 1984).

Давление людей, будучи достаточным, чтобы обеспечить *L. africana* перевес над другими хоботными, было, по рассмотренным выше причинам, недостаточным даже для предотвращения роста численности (не говоря уж об истреблении) наиболее резистентного вида, когда он остался без конкурентов. Заполнив ёмкость среды, уцелевший слон продолжал формировать экосистемы, приближенные к плейстоценовым. Отсюда и низкий уровень вторичных вымираний (Пучков, 1989 б).

Всё же выживший, преимущественно древоядный, слон воздействовал на среду не совсем так, как преимущественно травоядные виды рода *Elephas* и иначе, чем дву- и нескольковидовые комплексы хоботных плейстоцена и эоплейстоцена. Такие комплексы должны были формировать еще более мозаичные фитоценозы, чем современные толстокожие и создавать условия, благоприятствовавшие сосуществованию большего количества видов менее крупной мегафауны (Пучков, 1989 б). Стравливая «слоновую траву» и средневысокие злаки, *E. recki* и *E. iolensis* формировали своеобразную «беспожарную» саванну, несовершенным аналогом которой теперь является прибрежная зона выпаса бегемотов (Kingdon, 1979; Owen-Smith, 1987; 1989). Не случайно упадок и последующее вымирание *E. iolensis* совпали с резким учащением пожаров (там же) — следствием как намеренных поджогов, так и того, что несъеденная трава высыхала, превращаясь в горючий материал. Это изменило фитоценозы, вызвав вымирание ряда форм, неконкурентоспособных в новых условиях. Вымерли (Martin, 1984) быкообразная жирафа сиватерий (*Sivatherium maurusium*), последний гиппарион (*Hipparion lybicum*), гигантская гелада (*Theropithecus oswaldi*), ряд антилоп. Вымерло и несколько свиней, тогда как нынешний бородавочник, прежде малочисленный, размножился (Kingdon, 1979). Очевидно слоны-травопожиратели рода *Elephas* формировали фитоценозы, вне которых названные формы утратили конкурентоспособность.

Эпизоды вымираний, аналогичные описанному, имели место и при выпадении более древних хоботных (Пучков, 1989 б). Для малоплодовитых жираф и бегемотов невыгодные изменения биотопов вследствии вымирания части хоботных усугублялись

хищничеством гоминид, а для хищников — конкуренцией с оными (см. выше). По мере, того, как предлюди и люди становились недоступнее хищникам, последние усиливали давление на других наземных приматов (там же). Существуют ископаемые свидетельства того, что плотоядные уничтожали павианов и парантропов гораздо чаще, чем ранних людей (Brain, 1981). Люди и сами подавляли других наземных приматов, конкурируя с ними за убежища и подходящие пищевые объекты, а также охотясь на них (Кларк, 1977; Martin; 1984; и др.). Люди, по примеру плотоядных, со временем освоили ночные нападения на гигантских павианов, избивая их целыми стадами (Poirier, 1973; Уайт, Браун, 1978). Основная масса наземных приматов не выдержала усиления давления врагов на фоне биогенного изменения биотопов. Уцелевшие человекообразные выжили только в лесах, благодаря вторичному переходу к полудревесной жизни (MacKinnan, 1971). Из прежнего множества павианов (Brain, 1981; и др.) в саваннах удержался только *Papio cynocephalus* s. l. Не исключено, что их тактика коллективной защиты оказалась эффективнее, чем у вымерших павианов (Пучков, 1989 б).

Гигантский длиннорогий буйвол *Bubalus (Pelorovis) antiquus* господствовал в Африке почти весь антропоген при малочисленности *B. (Syncerus) caffer*, представленного, к тому же, мелкой лесной формой *B. c. nanus* (*Kingdon*, 1982). Но в вюрме первый отступает из восточных саванн, а второй порождает крупную (но меньшую, чем длиннорогий буйвол!) саванновую форму *B. c. caffer* (там же). По-видимому, эта форма успешнее, чем *B. antiquus* приспосабливалась к хищничеству человека и к изменению саванн после угасания слонов-травопожирателей *E. iolensis*. Около 12—9,5 тыс. л. н. длиннорогий буйвол вымирает и на юге Африки; вместе с ним здесь угасло ещё несколько парнопалых и гигантская зебра (*Equus capensis*) (Klein, 1984). Предполагается (там же), что пресс человека оказался решающим для вытеснения названных видов другими фитофагами. В то же время плювиал конца вюрма позволил длиннорогому буйволу и прочей фауне суданских саванн заселить весь север Африки. Он вымирает здесь (вместе с другими животными) лишь 4—5 тыс. л. н. (там же) из-за опустынивания Сахары (Reed, 1970) и из-за наполнения саванн Магриба стадами скота.

Вымирания в Индо-Малайской области в общем сходны (Hooijer, 1975; Алексеев, 1978; Misra, 1987; Olsen, 1987; и др.) с африканскими. И здесь постепенное обеднение набора хоботных завершилось сохранением единственного вида, предки которого более 2 млн. лет сосуществовали с различными стегодонами (*Stegodon* spp.) и намадийским слоном *E. (Palaeoloxodon) antiquus*. На юге Китая стегодоны продержались до 21 тыс. л. н. (Olsen, 1987). И в Индонезии они жили до позднего вюрма (Hooijer, 1975). Тогда же, по-видимому, вымерли и *E. namadicus* (Алексеев, 1978; Kamei, 1981). Вторичных вымираний в тропической Азии больше, чем в Африке. Угасли не только формы, аналогичные вымершим в Африке (сиватерий, некоторые свиньи), но и процветающие там зебры, гиппопотамы, жирафы рода *Giraffa*, некоторые антилопы, павианы рода *Papio* (Дарлингтон, 1966; Kingdon, 1979; 1982; Quarternary extinctions, 1984). До уточнения датировок вымирания перечисленных животных трудно судить о причинах этих различий. Отчасти их можно связать с тем, что азиатский слон (*E. maximus*), с его тупоконечными бивнями, является менее мощным древоразрушителем, чем выживший африканский и чем вымершие азиатские *E. namadicus* и некоторые стегодоны, имевшие остроконечные бивни (Пучков, 1989 б). Вероятно, набор плейстоценовых хоботных поддерживал более мозаичные фитоценозы и большую площадь открытых участков, чем оставшийся в одиночестве *E. maximus*. Это создавало больше ниш мегафауне экотонов и открытых пространств, на которую и приходится большинство вымираний. Особо важна была деятельность хоботных в плювиалы, когда леса захватывали, по климатическим причинам, гораздо большую площадь, чем в Эфиопской области. Для наземных приматов (гигантопитеки, гигантские оранги и др.) невыгода биогенного изменения биотопов дополнялась конкуренцией и хищничеством со стороны человека (MacKinnan, 1971; и др.).

Алексеев М. Н Антропоген Восточной Азии.— М. : Наука, 1978.—189 с.
Арсеньев В. К. Сквозь тайгу.— М. : Географгиз, 1949.—404 с.
Борисковский П. И., Григорьев Г. П. Возникновение человеческого общества. Палеолит Африки.— Л. : Наука, 1977.— 212 с.
Верещагин Н. К. Пещерный лев ... в Голарктике... // Материалы по фаунам антропогена СССР.— Л.; Наука, 1971 а.— С. 123—199.

Верещагин Н. К. Происхождение и история волка // Волк.— М., 1985.— С. 11—20.
Владыка джунглей / Под ред. А. А. Слудского— Алма-Ата, 1966—384 с.
Волк / Под ред. Д. И. Бибикова.— М.: Наука, 1985.—608 с.
Гарутт В. Е. Происхождение слонов (Elephantidae) и пути их филогении // Тр. Зоол. Ин-та СССР.— 1986.— **149**.— С. 15—32.
Гептнер В. Г., Слудский А. А. Млекопитающие Советского Союза. Хищные гиены и кошки.— М., 1972.— Т. 2, ч. 2.— 552 с.
Давид А. И. Остатки млекопитающих из раскопок позднепалеолитической стоянки Косоуцы в Молдавии // Пятый съезд Всес. териол. о-ва АН СССР: Тез. докл.— М., 1990.— Т. 1.— С. 11.
Давид А. И., Татаринов К. А., Свистун В. И. Хищные, хоботные и копытные раннего плейстоцена юга-запада СССР.— Кишинёв, 1990.— 132 с.
Дарлингтон Ф. Зоогеография.— М.: Прогресс, 1966.—520 с.
Кучеренко С. П. Тигр.— М.: Агропромиздат, 1985.—144 с.
Ламберт Д. Доисторический человек.— Л.: Недра, 1991.—256 с.
Лоренц К. Человек находит друга.— М.: Мир, 1981.— С. 269—407.
Лундберг У.-Л. Острова в сердце Африки.— М.: Наука, 1987.—320 с.
Моуэтт Ф. Не кричи «Волки!».— М.: Мир, 1981.— С. 11—120.
Мочанов Ю. А. Древнейший палеолит Диринга (стратиграфия и геологический возраст памятника).— Якутск, 1988 а.—44 с. (Препринт Якутского филиала СО АН СССР).
Мочанов Ю. А. Древнейший палеолит Диринга (археологический возраст памятника) и проблема внетропической родины человечества.— Якутск, 1988 б.—36 с. (Препринт Якутского филиала СО АН СССР).
Павлов М. П. Волк.— М.: Агропромиздат, 1990.—352 с.
Пидопличко И. Г. Позднепалеолитические жилища из костей мамонта на Украине.— Киев: Наук. думка, 1969.—164 с.
Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 1 // Вестн. зоологии.—1991.— № 5.— С. 45—53.
Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 2 // Там же.— 1992 а.— № 1.— С. 58—66.
Пучков П. В. Некомпенсированные вюрмские вымирания. Сообщ. 3 // Там же.— 1992 б.— № 4.— С. 73—81.
Решетов Ю. Г. Природа Земли и происхождение человека.— М., 1966.—375 с.
Семёнов Ю. А. Как возникло человечество?.— М.: Наука, 1966.—576 с.
Сингх К. Тигр Раджастхана.— М.: Наука, 1972.—158 с.
Синицын В. М. Введение в палеоклиматологию.— Л.: Недра, 1980.—248 с.
Фоули Р. Ещё один неповторимый вид.— М.: Мир, 1990.—368 с.
Шаллер Д. Год под знаком гориллы.— М.: Мысль, 1971.—238 с.
Юдаков А. Г., Николаев И. Г. Экология амурского тигра.— М., 1987.—153 с.
Beden M. Les Proboscidiens ... d'Afrique orientale // L'Environement des hominidés au Plio-Pleistocene.— Paris, 1985.— P. 21—44.
Biogeography and Quarternary History in tropical America / Ed. by T. C. Whitmore, G. T. Prange.— Oxford, 1987.—214 p.
Blumenshine R. J. Early hominid scavenging opportunities.— Oxford, 1986.— 163 p.
Bueler L. Wild dogs of the world.— London, 1974.— 274 p.
Clutton-Brock J. Dog // Evolution of domesticated animals.— London: New York, 1984.— P. 198—218.
Darwin Ch. La descendence de l'homme et la selection sexuelle.— Paris, 1881.—721 p.
Epstein H. The origin of the domestic animals of Africa. Vol. 1.—Leipzig, 1971.—573 p.
Evolution of African mammals // Ed. by V. J. Maglio, H. B. S. Cooke.— London, 1978.— 650 p.
Fiennes R. The Order of wolves.— London, 1976.—206 p.
Hooijer D. A. Quarternary mammals west and east of Wallace's line // Netherlands J. Zool.—1975.—**25**, N 1.— P. 46—57.
Jelinek A. Man's role in the extinction of Pleistocene faunas // Pleistocene extinctions.— New Haven; London, 1967.— P. 193—200.
Kamei T. Faunal succession of Pleistocene mammals in the Japanese Islands: an aspect // Quarterpaläontologie.—1981.—**4**.— P. 165—174.
Klein R. J. Mammalian extinctions and Stone Age people in Africa // Quarternary extinctions.— Tucson, 1984.— P. 553—573.
MacKinnan J. The orang-utan in Sabah today // Oryx.— 1971.— **11**, N 2/3.— P. 141—191.
Moynihan M. Successes and failures of tropical mammals and birds // Am. Nat.—1971.— **105**, N 944.— P. 371—383.
Misra V. N. Middle Pleistocene adaptations in India // The Pleistocene Old World regional perspectives.— New York; London, 1987.— P. 99—119.
Olsen J. W. Recent developments in the Upper Pleistocene prehistory of China // Ibid.— P. 135—146.
Ryan M. Man-eating leopard // African Wildlife.—1961.—**15**, N 1.— P. 67—71.
Talbot L. M. A look at the threatened species // Oryx.—1960.—**5**, N 4/5.— P. 157—293.

Институт зоологии АН Украины
(252601 Киев)

Получено 05.02.92.

НЕКОМПЕНСОВАНІ ВЮРМСЬКІ ВИМИРАННЯ. 4. СТАРИЙ СВІТ: ПОМ'ЯКШЕНА КРИЗА. Пучков П. В. Вестн. зоол., 1993, № 1.— Дано пояснення слабкості вюрмської кризи у Палеотропіці.

UNCOMPENSATED EXTINCTIONS IN WURM. 4. OLD WORLD: THE MILD VARIANT OF THE CRISIS. Putshkov P. V.— Vestn. zool., 1993, N 1.— The early (from Eopleistocenic times) beginning of the uncompensated impoverishment of Quarternary megafauna of Africa and Eurasia is due to the early acquirement by hominids the skill for killing the largest herbivores, the edificators of ecosystems. But the coevolution of giants and other animals with hominids facilitated them the adaptation to direct and indirect anthropic influences. The development of the crisis was inhibited also by the largest carnivores, powerful foes and competitors of hominids. The improvement of weapons, perfection of social organisation, psychical and physical qualities, the mastering of fire and the symbiosis of man with «pre-dogs» (anthropophilic ecotypes of wolves and probably, to a lesser extent, these of jackals and extinct Eurasian coyotes) gradually emancipated mankind from the pression of large carnivores. The completion of this arduous and long-standing process together with other factors resulted in the increase of Late Paleolithic population in comparison to the Middle Paleolithic one and, consequently, led to an acceleration of the process of man-induced extinctions.

In the Palearctic the rivalry of man with the largest predators was more acute, than in Palaeotropis, because of the shortage of food sources alternative to the megafauna. For the same reason primitive hunters persued gigantic herbivores in northern regions more zealously than in southern ones. For this and some subsidiary reasons North Eurasia lost all its pachyderms, whereas in Paleotropis populations of the species more resistant to human predation ousted less resistant species. So extant species of elephants mastered all the variety of biotopes of their regions, previously divided between several species of proboscidians. Due to the survival of some gigantic herbivores conditions of existence for other Palaeotropical megafauna underwent only moderate changes. But for some species even these changes were baneful. Probable scenarios of their extinctions are discussed in this article.

ЗАМЕТКИ

Пресмыкающиеся холмогорья Бештепе (Румыния).— В Добрудже степная ящерица Lacerta muralis aff. maculiventris встречается в самых южных районах, а также указана для Тулчи и Бештепе на севере региона. Для Бештепе известны еще 2 вида рептилий — прыткая ящерица *Lacerta agilis* ssp. и носатая гадюка *Vipera ammodytes montandoni* (Fuhn, Vancea, 1961, по сообщению Băcescu, 1934). 3.07.1992 мною обследована возвышающаяся над пойменной долиной гряда из 5 холмов (высота до 242 м), протянувшаяся между селами Beştepe и Mahmudia на правом берегу Георгиевского гирла Дуная. Южные склоны и вершины холмов степные с каменистыми обнажениями, северные-покрыты густым лиственным лесом, редколесьем или зарослями кустарников. С юга к гряде примыкают поля, с севера — степные целинные участки и луга (используются как пастбища), небольшие поля, берег гирла с мелкими водоемами. За экскурсионный день обнаружены 4 вида рептилий. Греческая черепаха *Testudo graeca ibera* обычна для лесных опушек и полян с богатым разнотравьем (5 экз. на маршруте около 2 км). Зеленая ящерица *Lacerta viridis viridis* встречается на лесных опушках, в зарослях кустарников и под пологом леса (1—3 экз. на каждые 100 м маршрута). Крымская ящерица *Lacerta taurica taurica* населяет степные склоны, а также участки с сорной растительностью у подножия гряды в окр. s. Beştepe, численность невелика. Один желтобрюхий полоз (*Coluber caspius*) обнаружен на вершине холма в выпасаемой степи с каменистыми обнажениями. Для подтверждения наличия в Бештепе носатой гадюки необходимо обследование в апреле-мае. Прыткая ящерица, возможно, будет обнаружена в этом регионе (например, на лугах вдоль берега реки), но на холмах она отсутствует. Стенная ящерица здесь явно не встречается, и литературные сведения о находке вида в Бештепе (а также в Тулче) следует считать ошибочными. Вероятно, M. Băcescu (1934) принял за стенную ящерицу обитающую в Бештепе, но не указанную им крымскую ящерицу.— **Т. И. Котенко** (Институт зоологии АН Украины, Киев).